

Zur Anatomie und Physiologie der Flimmerzellen.

Von

Th. W. Engelmann.

Hierzu Tafel V.

Die in der Literatur verbreiteten Angaben über den feineren Bau der Flimmerzellen weichen in so vielen wichtigen Punkten von einander ab, dass eine neue eingehende Untersuchung des Gegenstandes im Interesse der Morphologie wie der Physiologie nur erwünscht sein kann. Insbesondere gilt dies rücksichtlich der Frage nach der Verbindung der Cilien mit dem Zellkörper. An letzterem unterscheidet man wie bekannt sehr allgemein ausser dem protoplasmatischen kernhaltigen Leibe eine der freien Oberfläche des letzteren deckelartig aufgelagerte, stark lichtbrechende Schicht, die als Cuticula, Basalmembran, Stäbchensaum u. a. bezeichnet worden ist. Nach Einigen wäre sie von Porenkanälen siebartig durchbohrt, nach Anderen aus prismatischen Stäbchen zusammengesetzt. Die Substanz der Cilien setzt sich nach den Einen durch die Porencanäle bezüglich durch die zwischen den Stäbchen befindlichen Spalten hindurch in das Zellprotoplasma fort, andere lassen die Cilien auf den Stäbchen eingepflanzt sein. Am Zellkörper sind in manchen Fällen feine Längsstreifen zu unterscheiden, die nach mehreren Beobachtern als faserige Fortsetzungen der Wimpern aufzufassen sind, nach anderen nicht mit den Cilien zusammenhängen. Einige halten sie für kontraktile Fibrillen, andere wollen sie für Falten der Zellmembran oder gar für blosse optische Trugbilder, durch darüber oder darunter liegende Cilien vorgetäuscht, gehalten wissen.

Diese kurzen Andeutungen werden genügen, um zu zeigen, wie unsicher die anatomische Grundlage ist, auf welcher die physiologische Betrachtung der in den Flimmerzellen ablaufenden Vorgänge zur Zeit noch ruht.

Im Folgenden habe ich zusammengestellt, was mich neue Untersuchungen rücksichtlich der Frage nach der Einpflanzung der Cilien auf dem Zellkörper und ihren anatomischen wie physiologischen Beziehungen zu den innerhalb des Zellkörpers unterscheidbaren Theilen gelehrt haben. Da es hier Verhältnisse gilt, von denen von vornherein nicht mit Sicherheit anzunehmen war, dass sie überall völlig gleich, und noch weniger dass sie überall gleich deutlich sein würden, musste sich die Beobachtung auf ein möglichst verschiedenartiges Material erstrecken. Neben den Wirbeltieren wurden desshalb die Wirbellosen bis zu den Infusorien herab berücksichtigt. Es liegt jedoch keineswegs in meiner Absicht für das Folgende den Anspruch der Vollständigkeit zu erheben.

Die Einpflanzung der Cilien auf dem Zellkörper.

In den einfachsten Fällen erscheinen die Cilien als direkte Verlängerungen des Protoplasma, oder sind sie doch wenigstens der oberflächlichen Schicht desselben unmittelbar aufgesetzt: so bei vielen der niedersten einzelligen Organismen, wie den Zoosporen niederer Pflanzen, den Flagellaten, Ciliaten, ferner bei embryonalen wie auch bleibend bei vielen Flimmerepithelzellen niederer und höherer Metazoen. Aber schon bei den Schwärmosporen von Algen finden sich Anfänge einer höheren Differenzirung. Strasburger¹⁾ fand in der hyalinen Rindenschicht des Protoplasma der Schwärmosporen von *Vaucheria sessilis* kleine radiäre stäbchenartige Elemente, welche je einer Wimper als Ursprungsstätte dienten. Bei manchen Infusorien sehe ich Ciliengruppen auf Leisten einer stark lichtbrechenden in ihrem chemischen Verhalten der Substanz der sogenannten Basalsäume gewöhnlicher Flimmerzellen sehr nahestehenden Masse eingefügt. So beispielsweise die breiten platten adoralen Wimperbüschel oder „Membranellen“ (Sterki²⁾ von *Oxytrichinen* (*Urostyla grandis*, *Stylonychia mytilus*) und *Euplotinen*, wenigstens soweit dieselben auf der Bauchseite stehen.

1) Ed. Strasburger, Studien über das Protoplasma. Jenaische Zeitschr. etc. X. S. 395. 1877.

2) V. Sterki, Beiträge zur Morphologie der *Oxytrichinen*. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXXI. S. 47. 1878.

Eigenthümlich, aber wie sich zeigt, nicht ohne Analogie bei Flimmerzellen höherer Thiere, ist die Einpflanzung der Cilien des Wimperkranzes, welcher bei gestielten Vorticellinen am hintern Körperdrittel hervorsprosst, wenn die Thiere ihre Stiele verlassen wollen. Für die Untersuchung am günstigsten liegen die Verhältnisse wohl bei dem grossen, überall in fliessendem und stehendem Wasser, namentlich auf Pflanzenresten, Steinen, Muscheln gemeinen *Carchesium polypinum*. Alles lässt sich hier am lebenden Thier ermitteln, bequemer freilich nach Anwendung halbprocentiger Osmiumsäure oder ähnlich erhärtend wirkender Flüssigkeiten.

Der hintere Wimperkranz wurzelt hier auf einem ringförmig den Körper umschliessenden Band, welches im höchst entwickelten Zustand über $2,5 \mu$ breit und etwa $0,5 \mu$ dick ist, bei mässiger Vergrösserung und gerader Beleuchtung homogen erscheint und aus einer ziemlich stark lichtbrechenden Substanz besteht, die sich chemisch ganz ähnlich verhält wie die Substanz des „Deckels“ gewöhnlicher Flimmerzellen. Hieraus folgt schon, dass dies Band keineswegs eine blosse ringförmige Verdickung der Cuticula des Thierkörpers ist. Denn diese ist wie bekannt sehr viel resistenter. Es hängt vielmehr sehr innig, anscheinend ohne Grenze, mit dem unter der Cuticula gelegenen Ektoplasma zusammen. Dies zeigt sich oft besonders auffällig beim Absterben der Thiere im Wassertropfen. Es zieht sich dann das Ektoplasma überall ziemlich weit von der Cuticula zurück, nur nicht in der Zone, in welcher der hintere Wimperkranz wurzelt und auch nicht am Peristom, wo gleichfalls Wimpern wurzeln. Wesentlich dasselbe sah schon Stein¹⁾ gelegentlich bei sich „häutenden“ Exemplaren von *Opercularia articulata* und zog dieselben Schlüsse. Dennoch ist dieser Ringwulst nicht einfach als eine Verdickung oder Verdichtung des Ektoplasma zu betrachten. Er zeigt nämlich bei genauer Untersuchung mit sehr starken Vergrösserungen einen sehr charakteristischen, bisher unbekannt gebliebenen Bau²⁾.

1) F. Stein, Der Organismus der Infusionsthier. II. Abth. S. 32. 1867.

2) Für diese wie für die im Folgenden mehrfach vorkommenden delikaten Beobachtungen bediente ich mich mit entschiedenem Vortheil der Untersuchung in grünem Licht, der ich auch für gewöhnlich, beim Arbeiten mit schwächeren Vergrösserungen den Vorzug vor der üblichen Untersuchung in gemischtem Licht gebe und die ich zur weiteren Anwendung dringend

Wählt man zur Beobachtung ein Carchesium, das mit seiner Längsaxe der Ebene des Gesichtsfeldes genau parallel liegt und stellt nun den Mikroskopspiegel so, dass die Lichtstrahlen in Bezug auf das Thier schräg von links und hinten einfallen, am besten unter einem Winkel von etwa 60° gegen die Längsaxe des Thieres, so erscheint der Wulst äusserst regelmässig und fein parallel gestreift. Die Streifen sind sämmtlich unter einem Winkel von etwa 60° von links vorn nach rechts hinten gegen die Längsrichtung des Wulstes geneigt. Jeder ist ziemlich genau $0,25\mu$ breit und durch einen etwa $0,2\mu$ breiten Zwischenraum vom nächsten getrennt (Taf. V, Fig. 1).

Lässt man jetzt das Licht schräg von rechts und hinten, unter einem Winkel von etwa 40° gegen die Längsaxe des Thiers einfallen, so tritt ein anderes, ebenso regelmässiges aber noch feineres und dichteres Streifensystem auf, welches das vorige unter einem Winkel von fast genau 100° schneidet.

Die allerstärksten Immersionslinsen zeigen, dass die beiden Streifensysteme nicht der Ausdruck zweier sich unter den angegebenen Winkeln kreuzenden Leisten oder Furchensysteme sind, sondern lösen dieselben auf¹⁾ in regelmässige, den angegebenen

empfehle. Sie gewährt im Allgemeinen merklich schärfere Bilder, gestattet feinere Unterschiede wahrzunehmen, und ermüdet auch das Auge weniger als Beobachtung im weissen Licht. Gläser, die hinreichend homogenes grünes Licht geben, sind in beliebiger Dicke im Handel zu haben. Man schaltet sie am bequemsten zwischen Spiegel und Objekt, etwa auf dem Diaphragma, ein. Blaues Licht (durch Kobaltgläser oder Kupferoxydammoniaklösung erhalten) ist weniger zu empfehlen als grünes, obschon es, bei genügender Intensität doch immer noch merklich schärfere Beobachtung gestattet als weisses. Rothcs Licht ist ganz verwerflich. Es verschlechtert die Bilder ganz bedeutend. Zeichnungen zarter Strukturen, die im weissen Licht noch gerade deutlich, im blauen und namentlich im grünen brillant scharf sind (die Feldchen von *Pleurosigma angulatum* z. B. bei mittelstarken Objektiven wie DD, E von Zeiss, 6 von Leitz, in centraler Beleuchtung), pflegen im homogenen rothen Licht, gleichviel welcher Intensität, vollkommen ausgelöscht zu sein. — Die Erklärung dieser praktisch hochwichtigen Thatsachen liegt wesentlich in den Ergebnissen der Untersuchungen von Lamansky über die Grenzen der Empfindlichkeit des Auges für Spektralfarben. Arch. f. Ophthalm. XVII. p. 123. 1871. Ich hoffe an einem andern Ort ausführlicher auf den Gegenstand einzugehen.

1) Dies ist beiläufig einer der Fälle, in welchen die Ueberlegenheit der

Richtungen parallele Reihen von genau gleichgrossen rundlichen Feldehen oder Flecken, welche durchaus den Eindruck kleiner Körnchen machen (Taf. V, Fig. 1a). Bei Betrachtung von oben geht beim Heben des Tubus mittelst der Mikrometerschraube das Bild jedes Körnchens plötzlich über in den etwas kleineren und zarter begrenzten optischen Querschnitt einer Cilie. Hieraus würde folgen, dass jede Cilie von einem Körnchen entspringt. Sicher ist jedenfalls, dass die Körnchen nicht selbst schon die optischen Querschnitte der Wimpern sind, denn ich sah sie mehrmals in der beschriebenen Weise noch an Exemplaren, deren Wimpern sämtlich abgefallen waren.

Leichter als im vorliegenden Falle ist eine Befestigung der Cilien auf körnchen- oder stäbchenartigen Gebilden der Zelloberfläche bei vielen Arten gewöhnlicher Wimperepithelzellen nachzuweisen. Schon bei den Flimmerepithelien der Wirbelthiere (Nasen-, Mund- und Rachenschleimhaut des Frosches, Luftröhrenepithel des Kaninchens) lässt sich leicht zeigen, dass das als Deckel, Cuticularsaum, Basalmembran u. s. w. beschriebene und bekannte Gebilde, auf welchem die Cilien zu sitzen scheinen, nicht, wie Eberth¹⁾, Marchi²⁾ und andere wollen, eine siebartig durchlöchernte Membran oder Schicht ist, durch deren Poren die Cilien hindurchtreten, sondern vielmehr eine Mosaik kleiner, den Wimpern als Fussstücke dienenden stäbchenförmigen Elemente, wie schon Eimer³⁾ ganz richtig schildert.

Am ganz frischen Objekt lässt sich hierüber freilich keine

Objektive mit homogener Immersion über die Wassertauchlinsen sehr schlagend hervortritt. Mit einem Zeiss'schen Oelimmersionssystem von $\frac{1}{18}$ " gelang mir die Auflösung bei gewöhnlichem diffusum Tageslicht ohne irgend welche Schwierigkeit, während ein übrigens vorzügliches Wasserimmersionssystem L ($\frac{1}{25}$ " desselben Optikers merklich günstigere Beleuchtungsverhältnisse erforderte. Die stärksten und besten Trockensysteme, F mit Korrektion von Zeiss, Nr. 9 von Hartnack, zeigten auch unter den günstigsten Bedingungen nicht mehr als das erste der beiden Streifensysteme.

1) Eberth, Zur Kenntniss des feineren Baues der Flimmerepithelien. Virchow's Arch. etc. 35. Bd. S. 477. 1866.

2) Marchi, P., Beobachtungen über Wimperepithel. Arch. f. mikr. Anat. 2. Bd. S. 467. 1866.

3) Th. Eimer, Weitere Nachrichten über den Bau des Zellkerns u. s. w. Arch. für mikr. Anat. Bd. 14. 1877.

Gewissheit erlangen. Man erkennt da allein, und völlig deutlich auch nur bei schiefer Beleuchtung, dass der scheinbar homogene Saum senkrecht zu seiner Oberfläche äusserst regelmässig und dicht gestreift ist. Die Abstände der Streifen sind genau gleich denen der Wimpern und in der Regel so, dass auf eine Strecke von 5μ etwa 9 bis 11 kommen, selten weniger, fast nie mehr. Die Cilien scheinen in der Verlängerung der von stärker brechender Substanz gebildeten Streifen zu liegen. Aber vollkommen sicher wird dies erst bei Untersuchung von Zellen, die durch Mazeration in Drittelalkohol, Müller'scher Flüssigkeit, Bor- oder Salicylsäure u. dgl. isolirt worden sind. Hier geschieht es nicht selten, dass einzelne Wimpern oder Gruppen von Wimpern im Zusammenhang mit den zugehörigen Fussstücken von den Zellen abgefallen, gleichsam aus der Mosaik ausgebrochen sind. Man bekommt dann Bilder wie Fig. 20 Taf. V, welche eine durch vierundzwanzigstündige Mazeration in Müller'scher Flüssigkeit isolirte Zelle der Nasenschleimhaut des Frosches darstellt. Hier sind links und namentlich rechts Cilien mit ihren Fussstücken ausgefallen. Eine vereinzelt ist rechts sitzen geblieben, welche den Zusammenhang mit ihrem Fussstück besonders anschaulich zeigt. Aber auch bei den übrigen ist es unzweifelhaft, dass die dunkeln Körnchen selbst, nicht die hellen Räume zwischen ihnen, in der Verlängerung der Wimpern liegen.

Noch leichter erhält man überzeugende Bilder des Zusammenhanges von Cilien und stäbchenförmigen Elementen des Deckels bei den Flimmerzellen der Muscheln. Ich verweise auf Fig 13, 17, 23 aus dem Darm von *Cyclas cornea*, wie auch auf Eimer's ¹⁾ und Nussbaum's ²⁾ Abbildungen. Auch die sog. Mundfühler und der Mantel liefern gute Präparate.

Ganz besonders handgreiflich liegen die Verhältnisse bei den in Fig. 21, 22, 23 abgebildeten Zellen. Diese wurden theils (Fig. 23) durch mehrstündige Maceration in Osmiumsäure von 0,2 % (nach vorausgegangener kurzer Erwärmung des Thieres auf 45—50° C.), theils durch Einwirkung concentrirter Borsäurelösung (Fig. 21, 22)

1) Th. Eimer, Weitere Nachrichten über den Bau des Zellkerns nebst Bemerkungen über Wimperepithelien, a. a. O. Taf. VII. Fig. 3 u. 11. 1877.

2) Moritz Nussbaum, Ein Beitrag zur Lehre von der Flimmerbewegung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 14. Taf. XXVII. 1877.

isolirt. Was sie für den vorliegenden Fall so günstig macht, ist der Umstand, dass sie nur wenige (3—6) Cilien tragen, die ziemlich dick sind und weit auseinander zu stehen pflegen. Die Fussstücke der Wimpern bilden hier also nicht, wie sonst die Regel, in mosaikartiger Zusammenfügung einen deckelartigen Aufsatz der Zellen, sondern stehen vereinzelt, und zwar meist im Umfang des freien Randes der Zellen. Weiteres über diese Zellen kommt unten zur Sprache.

Es kommen bei den Muscheln noch andere Wimperepithelien vor, bei denen die Cilien mit ihren Fussstücken nicht gleichmässig die gesammte freie Oberfläche der Zellen bekleiden. Die Anordnung ist dann aber, entgegen dem eben beschriebenen Falle, eine sehr regelmässige. Einen dieser Fälle repräsentiren die durch ihre grossen „Membranellen“ ausgezeichneten „Eckzellen“ (Posner¹⁾) der Kiemen, einen andern die durch das lebhaft peristaltische Spiel ihrer langen dichten Wimpern so anziehenden „Seitenzellen“ derselben Organe. Da die von beiden bisher gegebenen Beschreibungen und Abbildungen, obschon zahlreich, doch durchaus ungenügend, in für uns wesentlichen Dingen sogar unrichtig sind, gehe ich auf diese Zellen hier näher ein und verweise zunächst auf Fig. 2, welche dieselben von *Anodonta*, und Fig. 4, welche sie von *Cyclas cornea*, senkrecht zur flimmernden Oberfläche von oben gesehen, im Zusammenhang mit den zunächst neben ihnen die Kiemenleiste bedeckenden Epithelzellen, darstellt. Beide Zeichnungen sind nach Osmiumpräparaten angefertigt.

Die Eckzellen (E Fig. 2 u. 4) bilden auf jeder Seite der Kiemenleiste eine Längsreihe schmaler, mit ihren breiten Flächen einander zugekehrter Zellen. Sie sind auf der freien Kante zwischen den Flimmerzellen des Rückens der Leisten und den grossen wimperlosen „Schaltzellen“ (z) eingefügt²⁾. Fig. 5 Taf. V zeigt eine durch concentrirte Borsäure isolirte Eckzelle von der

1) C. Posner, Histologische Studien über die Kiemen der acephalen Mollusken. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 14. S. 132. 1877.

2) Zwischen den Eckzellen und den gewöhnlichen Flimmerzellen des Rückens ist noch eine, bisher wie es scheint übersehene, Lage sehr schmaler, in der Längsrichtung der Leisten langgestreckter Flimmerzellen eingeschaltet. Sie mögen Nebenzellen heissen. Ihr eigenthümlicher Bau stimmt wesentlich mit dem der „Seitenzellen“ (s. unten) überein. Speciell ist die Anordnung und Einpflanzung der Cilien auf der Oberfläche bei beiden die nämliche.

breiten Seitenfläche, Fig. 6 eine Gruppe von 5 Zellen von der schmalen Seite, Fig. 7 eine einzelne Zelle, deren Wimpern abgefallen, von oben her. Wie eine Vergleichung dieser Figuren lehrt, entspringen hier die Cilien oben auf jeder Zelle von zwei, den langen Seitenrändern parallelen Leistchen, die nichts anderes sind als die verschmolzenen, oder richtiger reihenweise aneinander gefügten Fussstücke der elementaren Cilien. In Fig. 7 sieht man die beiden Leistchen von oben. Sie sind etwa $0,3 \mu$ breit und durch einen etwa ebenso breiten Zwischenraum von einander getrennt. Von den Seitenrändern der Zelle stehen sie etwas weiter ab. Fig. 6 zeigt sie im optischen Querschnitt, jedes etwa eben so hoch wie breit. Die Wimpern stehen genau über den Leistchen, entspringen durchaus nicht zwischen denselben, wie Posner angibt. Jede Zelle trägt somit nicht ein einziges breites Haar, sondern zwei platte Cilienbündel oder Membranellen, welche sich, wie Fig. 6 zeigt, in einiger Höhe über der Zelle unter spitzem Winkel aneinanderlegen und zu einer einzigen Membranelle verschmelzen¹⁾. Ich bemerke noch, dass die Fussstücke, aus denen die Leistchen sich zusammensetzen, sehr fest zusammenhängen. Sehr selten weichen sie unter dem Einfluss mazerirender Flüssigkeiten erheblich auseinander, noch seltener fallen einzelne aus. Auch sind sie meist nur bei starker Vergrößerung und schiefer Beleuchtung ganz deutlich.

Letzteres gilt auch von den bisher nur ganz ungenügend bekannten Seitenzellen (Fig. 2, 3, 4, 9, 10). Bei den von mir untersuchten Muschelarten (*Cyclas*, *Cardium*, *Anodonta*, *Unio*, *Mytilus*, *Ostrea*) bilden diese Zellen jederseits vier Längsreihen (S_I , S_{II} , S_{III} , S_V , Fig. 2, 3, 4). Bei Betrachtung von oben erkennt man sie leicht an der regelmässig länglich viereckigen Gestalt ihrer Aussenflächen, ihrer regelmässigen Anordnung, welche derart ist, dass sie, ähnlich wie Eisenbahnschienen, immer mit ihren schmalen Enden geradlinig aneinander gereiht sind, endlich an ihrem sehr dichten und langen Wimperkleide, dessen Schwingungen in Ebenen senkrecht zur Längsrichtung der Kiemenleisten stattfinden, dabei aber dieser Richtung parallel fortschreitende Wellenbilder erzeugen. An

1) Dieses verschmolzene Bündel ist in Fig. 2 und 4 in der Projektion als ein die Oberfläche der Zelle von rechts nach links halbirender Strich, zwischen den beiden weniger dunklen, den Leistchen entsprechenden Streifen, gezeichnet.

abgestorbenen Zellen stehen die Wimpern fast immer nach dem Rücken der Kiemenleisten zu gebogen, also über die Schaltzellen hinweg geneigt. Nach dieser Richtung hin schlagen sie auch während des Lebens mit der grösseren Geschwindigkeit.

Form und Grösse der Seitenzellen sind weder bei den verschiedenen Arten, noch auch bei den verschiedenen Zellreihen derselben Art die gleichen. Im Allgemeinen jedoch sind sie ungefähr platte 4seitige Prismen, deren längste Ausdehnung der Längsaxe der Kiemenleisten parallel, deren kürzeste hierzu senkrecht und der Oberfläche des Epithels parallel verläuft. Die Längsdurchmesser sind gewöhnlich bei den Zellen aller vier Reihen derselben Species dieselben (Fig. 4 *Cyclas*, Fig. 3 *Ostrea*) oder nahe dieselben (Fig. 1 *Anodonta*), die Querdurchmesser aber nicht. So sind bei *Anodonta* die Zellen der dritten Reihe, von den Schaltzellen aus gerechnet, die schmalsten (Fig. 2), bei *Cyclas* die der ersten und dritten (Fig. 4), bei *Ostrea* (Fig. 3) die der ersten und vierten. Die absolut grössten Dimensionen finde ich bei der kleinen *Cyclas cornea*, die kleinsten bei den marinen Formen (*Ostrea*, *Mytilus*).

Die Einpflanzung und Anordnung der Cilien auf den Seitenzellen ist nun eine sehr regelmässige und eigenthümliche, und zwar wesentlich ähnlich derjenigen, welche oben vom hintern Wimperkranz von *Carchesium* beschrieben wurde. Im Profil von der schmalen oder breiten Seitenfläche her betrachtet, erscheint zwar jede Seitenzelle nur wie andere Flimmerzellen von einem stark lichtbrechenden, etwa 0,4—0,7 μ dicken Saum bedeckt, der bei schiefer Beleuchtung und genügend starker Vergrösserung die bekannte feine vertikale Streifung zeigt. Beschränkt man sich auf die Untersuchung dieser beiden Ansichten, so könnte man demnach zur Meinung verleitet werden, dass die Wimpern, wie bei den meisten Flimmerzellen durchaus gleichmässig auf der Oberfläche vertheilt ständen. Betrachtung von oben her lehrt aber Folgendes.

Bei schiefer Beleuchtung und starker Vergrösserung erscheint die Oberfläche regelmässig schräg gestreift (Fig. 2, 3, 4). Mehrere Streifensysteme lassen sich unterscheiden. Eines zeichnet sich durch grössere Deutlichkeit aus. Es kann in allen Fällen schon mit guten mittelstarken Trockensystemen (Zeiss D, Hartnack 7, Leitz 5) erkannt werden. Die Streifen sind unter 45° gegen die langen Seitenränder der Zelloberfläche geneigt und zwar bei allen Zellen desselben Systems im selben Sinne. Auf 5 μ kommen 10

bis 11 Streifen. Bei Anodonta, Unio, Mytilus, Ostrea wird dieses Streifensystem unter 90° von einem zweiten zarteren durchschnitten, dessen Streifen ein wenig dichter bei einander zu stehen pflegen (bei Mytilus etwa im Verhältniss von 4:3).

Verwickelter noch sind die Verhältnisse bei *Cyclas cornea*, wo man, am bequemsten an den breiten Zellen der zweiten Reihe, mit Hilfe entsprechender schiefer Beleuchtung drei Streifensysteme im Niveau der Zelloberfläche nachweisen kann, welche Winkel von bezüglich 45° , $26\text{--}32^\circ$, und $67\text{--}71^\circ$ mit den langen Seitenrändern der Zelle einschliessen¹⁾. Von den Streifen der ersten Art kommen 10, von denen der zweiten 13, von denen der dritten 16 auf je $5\ \mu$. Letztere beiden Arten sind Trockensystemen nicht wohl zugänglich.

Die stärksten Immersionssysteme, obenan wiederum Zeiss Oelstiplinse von $\frac{1}{18}$ "', zeigen bei passender Beleuchtung, dass das Bild der Streifensysteme durch regelmässige, den Richtungen der Streifen entsprechende, reihenweise Anordnung äusserst kleiner Körnchen hervorgerufen wird, welche Körnchen nichts anderes sind als die stark lichtbrechenden Fussstücke der Wimpern. Die Kleinheit des Objekts gestattet nicht die Gestalt des Querschnitts der Körnchen mit Sicherheit zu ermitteln. Doch kann dieselbe kaum erheblich von der Kreisform abweichen. — Es bedarf wohl nicht der Erwähnung, dass Verwechslung mit den Querschnitten der Wimpern selbst ausgeschlossen wurde. Auch wenn die Wimpern abgefallen, sind die Streifensysteme bez. die Körnchenreihen häufig noch wohl erhalten, wenn sie auch weiterhin meist bald etwas undeutlich werden. Am schärfsten erscheinen sie am lebenden Objekt und nach Erhärtung in dünnen Osmiumsäurelösungen. Nachträgliche Behandlung mit Alkohol, Terpentin oder Nelkenöl und Balsam giebt gute Dauerpräparate, deren vollständige Auflösung freilich aus bekannten optischen Gründen mehr Mühe macht und schon zu den sehr schwierigen Aufgaben mikroskopischen Erkennens gehört.

Die Anordnung der Cilien in schräg zu den Schwingungsebenen verlaufende parallele Reihen scheint noch weiter verbreitet

1) Die zu diesen Messungen benutzten Zellen stammten alle aus den mittleren Partien der Kiemenleistchen. Nahe dem Ursprung wie dem freien Stande der Kiemenblätter ändern sich mit Form und Dimensionen der Seitenzellen die Verhältnisse in einer für unsere Frage übrigens irrelevanten Weise.

vorzukommen. Da ich sie zunächst da angetroffen hatte, wo verhältnissmässig lange Wimpern energische wellenförmig fortschreitende Bewegungen zeigen, glaubte ich sie an ähnlichen Orten wieder erwarten zu dürfen. Wirklich fand sich dasselbe Verhältniss auf den Wirbelorganen von Räderthieren. Bei *Brachionus* sp. sind beispielsweise die Wimpern im Umfang des Räderorgans in zwei ungefähr senkrecht aufeinander stehenden, unter 45° gegen die Peripherie des Organs geneigten Systemen von Reihen angeordnet. Die einzelnen Cilien stehen etwas weiter auseinander als in den oben beschriebenen Fällen, ihre Anordnung ist darum leichter zu erkennen.

Die physiologische Bedeutung der schrägen Anordnung der Cilien liegt wohl in den mechanischen Vortheilen, welche sie gewährt. Einmal muss diese Anordnung gleichsam wie eine Vergrösserung der Ruderfläche wirken; dann hat jede einzelne Wimper, da sie in die Lücke zwischen ihren beiden Vorder- bezüglich Hintermännern hineinschwingt, grösseren Spielraum für ihre Bewegungen als bei Anordnung in den Schwingungsebenen parallele Reihen.

Näheres über die Eigenschaften der Fussstücke und ihre Beziehungen zu den Wimpern.

Nach dem Bisherigen dürfen wir sagen, dass mit Ausnahme der einfachsten Fälle, in denen die Cilien unmittelbare Verlängerungen des Protoplasma oder diesem doch unvermittelt aufgesetzt sind, die Wimpern auf besonderen, stark lichtbrechenden Fussstücken wurzeln, welche auf oder in der oberflächlichsten Schicht des Zellkörpers entweder gleichmässig dicht gedrängt zu einer membranartigen Mosaik (Deckel, Basalsaum u. s. w.) vereinigt, oder in parallele Reihen (Leistchen) angeordnet stehen. Welche nun auch ihre besondere Anordnung sein möge, in ihren Eigenschaften und näheren Beziehungen zu den Wimpern stimmen diese Fussstücke in allen Fällen wesentlich überein.

Rücksichtlich ihrer Eigenschaften wurde bisher nur das starke Lichtbrechungsvermögen hervorgehoben, welches das der Wimpern ausnahmslos merklich übertrifft. Ich kann hinzufügen, dass die Fussstücke dabei einfach brechend sind. Es gelang mir wenigstens in keinem einzigen Falle deutliche Polarisationserscheinungen an ihnen wahrzunehmen, während Wimpern schon in verhältnissmässig

dünnen Schicht unter allen Umständen positiv doppelbrechend wirken. Es ist also die Molekularstruktur der Fussstücke eine wesentlich andere als die der Cilien. Hiermit stimmen auch die Ergebnisse der mikrochemischen Untersuchung gut überein. In dieser Beziehung fällt zunächst auf die grössere Resistenz der Fussstücke gegen alle Reagentien, welche die Cilien angreifen. Sie quellen, schrumpfen und lösen sich weniger leicht als die letzteren, ohne übrigens jemals die Festigkeit echter Zellmembranen oder Cuticulae zu erreichen. Auch gegen Farbstoffe verhalten sie sich eigenthümlich. In der Regel werden sie stärker gefärbt als die Cilien und das Körperprotoplasma. Es kommt aber auch das Umgekehrte vor. An Flimmerzellen der Kiemen, der Mundfühler und des Darmes von Muscheln (*Anodonta*, *Cyelas*), die zuvor durch mehrstündige Behandlung mit concentrirter Borsäurelösung isolirt worden waren, habe ich eine Reihe von Versuchen mit verschiedenen Farbstoffen angestellt. Diese ergaben Folgendes. Wässrige Lösung von Anilinblau, Indulin, Carmin, Pikrocarmin und Methylgrün färbten die Fussstücke merklich stärker, bezüglich schneller als die Wimpern. Am auffallendsten war der Unterschied für Anilinblau, welches den Cilien kaum eine Färbung ertheilte. Gleichmässig, und zwar stark, färbten sich beide Elemente in wässriger Fuchsinlösung. Eosin dagegen ertheilte den Wimpern eine wesentlich intensivere Farbe als den Fussstücken.

Aus allem Angeführten geht schon zur Genüge hervor, dass die Fussstücke nicht einfache Fortsetzungen, Verdickungen der Wimpern, sondern durchaus eigenartige, selbstständige Gebilde sind. Diess wird denn auch durch eine nähere Untersuchung ihres anatomischen Zusammenhangs mit den Cilien ausdrücklich bestätigt. Hier zeigt sich zunächst, dass sehr allgemein die letzteren den Fussstücken nicht unmittelbar aufgesetzt, sondern mit ihnen durch ein Zwischenglied von eigenthümlicher Beschaffenheit verbunden sind. Diess Zwischenglied (Fig. 16, 20) ist bei vielen Zellen schon im physiologisch frischen Zustand deutlich zu unterscheiden. Wo diess nicht der Fall, lässt sich wenigstens mittelst geeigneter chemischer Methoden (Maceration in Drittelalkohol, Müller'scher Flüssigkeit u. a.) zeigen, dass die Cilie in ihrem untersten, an das Fussstück grenzenden Abschnitt, andere Eigenschaften besitzt als in ihrem übrigen Verlauf.

Es ist dann nämlich dieser Abschnitt, dessen Länge meist

unter $0,5 \mu$, sehr selten bis 2μ beträgt, erheblich schwächer lichtbrechend als die Wimpersubstanz, oft kaum stärker brechend als Wasser. Bei genauer Profileinstellung kann darum in solchem Falle die Wimperschicht von der Schicht der Fussstücke durch einen hellen Saum getrennt erscheinen, welcher nur sehr zarte, in der Fortsetzung der Cilien gelegene parallele Streifen erkennen lässt. Die Zwischenglieder scheinen einfachbrechend zu sein; mir war es wenigstens nicht möglich, Spuren von Doppelbrechung an ihnen zu entdecken. Jedenfalls sind sie sehr viel weicher, zerstörbarer als einerseits die Wimpern, andererseits die Fussstücke. Denn sie sind es, an welchen Continuitätstrennungen am leichtesten vorkommen. Wenn die Wimpern, z. B. unter Einfluss macerirender Flüssigkeiten, von den Zellen abfallen, brechen sie fast ausnahmslos auf der Höhe der Zwischenglieder ab. Diese bleiben meist zum Theil an den Wimpern, zum Theil an den Fussstücken haften. Mitunter aber brechen sie auch gerade an der Grenze von Wimpern oder Fussstücken ab.

Der zunächst auf die Zwischenglieder folgende Theil der Wimper zeigt in vielen Fällen, besonders nach Einwirkung von chromsauren Salzen, auch wohl von Drittel-Alkohol und ähnlich wirkenden Agentien (Fig. 5, 6, 9, 10, 11, 12, 13, 15, 19, 20), etwas andere Eigenschaften als der Rest der Wimper¹⁾, erscheint dann nämlich in einer Länge von meist etwa $0,5 \mu$ spindelförmig bis kugelig verdickt, auch etwas stärker lichtbrechend. Er mag als Bulbus vom Schaft der Cilie unterschieden werden. Isolierte Cilien zeigen ihn oft recht deutlich; man darf ihn nicht mit dem Fussstück verwechseln. An Zellen, die ihren Cilienbesatz noch tragen, erscheint die Schicht der Bulbi bei genauer Profilbetrachtung als ein durch die helle Schicht der Zwischenglieder von der Schicht der Fussstücke getrennter etwas dunklerer Streif, der wenigstens bei schiefer Beleuchtung und genügender Vergrößerung seine Zusammensetzung aus den Cilien entsprechenden Elementen leicht erkennen lässt (Taf. V Fig. 9, 11, 15, 20 und namentlich Fig. 20). Die Substanz der Bulbi ist deutlich positiv doppelbrechend und verhält sich auch sonst wesentlich wie die der Wimperschäfte, in welche sie zudem continuirlich übergeht²⁾.

1) Letzteres gilt auch von den Spitzen der Cilien, die in vielen Fällen nach Behandlung mit dünnen Lösungen chromsaurer Salze, auch Müller'scher Flüssigkeit, regelmässig geknöpft erscheinen (s. Fig. 12 u. 20).

2) Von einer Zusammensetzung der Bulbi und Wimperschäfte aus einer

Intracellulare Fortsetzungen der Wimpern.

Wir kommen jetzt zu den Beziehungen der Wimpern, bezüglich ihrer Fussstücke zu dem Protoplasma des Zellkörpers. Alles gipfelt hier in der Frage, ob sich innerhalb des letzteren besondere, mit den Cilien in Zusammenhang stehende Apparate nachweisen lassen oder nicht. In wieweit derartige Einrichtungen physiologischerseits etwa gefordert werden, mag einstweilen unerörtert bleiben. Soviel wird Einem bei näherer Untersuchung eines grösseren Materials bald deutlich, dass die Frage sich nicht allgemein kurz beantworten lässt: während in manchen Fällen ein complicirter intracellulärer Apparat mühelos dargestellt werden kann, sucht man in anderen mit den besten Hilfsmitteln vergeblich nach Andeutungen auch nur verhältnissmässig einfacher Differenzirungen. Es wird darum nöthig, die einzelnen Fälle gesondert zu betrachten.

Am höchsten entwickelt sind, wie es scheint, die Einrichtungen bei den Darmepithelzellen der Lamellibranchiaten, auf welche sich denn auch die meisten der bisher vorliegenden positiven Angaben beziehen. Schon am überlebenden Object erkennt man leicht die feine ungefähr parallele Längsstreifung im oberen Theil der Zellen, welche von Eberth, Marchi u. a. beschrieben und abgebildet worden ist. Die Streifen sind sehr zart, gewöhnlich noch nicht $0,3\mu$ breit und durch etwa ebenso schmale Zwischenräume von einander getrennt. Nach unten zu werden sie dünner und entziehen sich meist schon im obern Drittel der Zelle dem Blick, indem sie mit dem, gewöhnlich fast homogenen oder doch sehr zart blaskörnigen Protoplasma scheinbar verschmelzen. Ganz frisch sind sie glatt, nicht merklich varikös. Aber unter dem Einfluss der gewöhnlich zum Maceriren benutzten Flüssigkeiten, auch schon beim spontanen Absterben *in situ*, werden sie bald körnig, nicht selten in auffallend regelmässiger Weise.

Es hält nicht sehr schwer sich zu überzeugen, dass diese Längsstreifen wirklichen Fasern im Innern des Protoplasma ent-

umhüllenden cuticularen Scheide und protoplasmatischem Inhalt, wie Simroth (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 12. 1876. S. 70) beschreibt und abbildet (Taf. IX, Fig. 7 e f g, 8a), habe ich weder an den von S. untersuchten, noch an andern Objecten jemals etwas sehen können.

sprechen, nicht Falten einer oberflächlichen Membran (Rabl-Rückhard) oder gar nur optische Trugbilder sind, wie ich selbst früher meinte. Rollt man isolirte Zellen, welche die Streifen deutlich zeigen, um ihre Längsaxe, so erscheinen die Streifen immer im Innern (vgl. Fig. 11 a und b). Betrachtet man die Zellen in der Richtung ihrer Längsaxe, so erscheinen bei Einstellung auf das obere Drittel die optischen Querschnitte der Fasern im Zellinnern als dichtgedrängte Kreise oder Punkte, die bei mässigem Auf- und Abwärtsdrehen der Mikrometerschraube mitgehen. Wer Verwechslung mit Wimperquerschnitten fürchten sollte, die übrigens doch nur sehr ungetübten Beobachtern drohen möchte, nehme Zellen, die ihren Wimperbesatz verloren haben. Sie finden sich fast in jedem Macerationspräparat in hinreichender Menge. Bei etwas dickeren Zellen kann man schon in der Seitenansicht mit Hilfe der Mikrometerschraube unzweifelhaft feststellen, dass die Streifen im Innern der Zelle liegen. Eberth hat dies schon mit vollem Recht behauptet.

Den besten Beweis liefert aber die Isolirung der Fasern. Der Zufall kommt Einem hier schon ab und zu zu Statten. So hat bereits Nussbaum¹⁾ einen Fall beschrieben, in welchem sich mehrere solche Fäserchen im Zusammenhange mit den zugehörigen Fussstücken und Wimpern von einer Zelle abgespalten hatten. Einen ähnlichen Fall stellt unsere Fig. 16 dar. Man kann aber unschwer den gesammten intracellularen Faserapparat isoliren, wenn man frisches Darmepithel in Kalibichromat von 4% oder 10 procentiger Kochsalzlösung mit feinen Nadeln sorgfältig zerzupft. Auf diese Weise sind die in Fig. 12, 14, 15 abgebildeten Objekte erhalten. Sie stammen sämmtlich von Anodonta. Sofort erkennt man einige sehr wichtige neue Besonderheiten: die Fasern bilden, indem sie unter spitzen Winkeln nach unten convergiren, einen Kegel, der sich weiterhin in eine lange dünne Faser auszieht, welche also gleichsam die gemeinschaftliche Wurzel aller zu den Wimpern gehenden Fäserchen bildet und kurz Stammfaser heissen mag.

In Fig. 12 ist deutlich, wie der Faserkegel über dem nebst etwas Protoplasma haften gebliebenen Zellkern hinwegzieht. Keineswegs bildet der Kern eine Ursprungsstätte von Fasern, was hier

1) a. a. O. S. 393.

ausdrücklich betont werden möge. In solchen Zellen, wo der Kern weit unten gelegen ist (Fig. 11 u. 23) lässt sich die Stammfaser zwar oft nur bis an den Kern verfolgen. Einen Zusammenhang mit der Substanz desselben, oder ein Eindringen in den Kern habe ich aber in keinem einzigen Falle auch nur angedeutet gefunden. Immer schien die Faser zu unmessbarer Dünne zugespitzt sich im Protoplasma zu verlieren.

Um den Faserapparat und seinen Ursprung aus einer Stammfaser innerhalb des Zellkörpers, in loco, gut sichtbar zu machen, empfehlen sich am meisten kalt gesättigte wässrige Lösungen von Bor- oder Salicylsäure. Man thut gut innerhalb der ersten Stunde nach Beginn der Einwirkung zu untersuchen. Auch Maceration in sehr verdünnter Osmiumsäure (z. B. 0,1%) giebt mitunter ganz leidliche Bilder, namentlich bei der schon früher erwähnten Art langer Cylinderzellen, welche in Fig. 21, 22, 23 abgebildet ist. Diese Zellen erinnern in mancher Beziehung an Becherzellen, bilden gleichsam eine Zwischenstufe zwischen diesen und gewöhnlichen Flimmerzellen. Sie zeichnen sich durch ein Protoplasma aus, welches namentlich im obern Theil der Zelle nach Behandlung mit macerirenden Flüssigkeiten ein helles schaumiges Aussehen hat und sehr leicht an der Spitze der Zellen zwischen den Wimpern hervorquillt. Wie die Zahl der Wimpern so ist auch die ihrer Wurzelfasern beschränkt: jedes Wimperfußstück verlängert sich nach unten in eine stark lichtbrechende, glatte, anscheinend steife Faser, welche sich, unter geringer Verschmälnerung, mit den übrigen unter spitzem Winkel noch im obern Viertel der Zelle zu einer Stammfaser vereinigt, die bis in die Kerngegend herabreicht.

Bei den kurzen, breiten Flimmerzellen des Darms, wie sie z. B. Fig. 17 darstellt, gelang es mir nicht ein Entspringen der Wimperwurzeln aus einer gemeinschaftlichen Stammfaser sicher zu beobachten. Wohl aber glückte dies bei den Zellen von der Spitze der sogenannten Mundfühler (Fig. 19), wie auch bei den Eckzellen der Kiemen (Fig. 5). Diese bilden überhaupt nächst den Darmepithelien die günstigsten Objekte für den Nachweis eines intracellularen mit den Wimpern zusammenhängenden Faserapparates, wie denn auch Marchi bei ihnen schon die Streifung erkannte.

Viel Schwierigkeiten boten die Seitenzellen der Muschelkiemen. Ich habe fast nur mit starker Borsäure völlig befriedi-

gende Bilder erhalten (Fig. 9 u. 10), die besten nach nur halb- bis einstündiger Einwirkung. Alle übrigen Reagentien wie auch frische Objekte zeigten entweder gar keine oder nur höchst undeutliche Streifung im Zellinnern. Die durch Borsäure dargestellten Fasern unterschieden sich ausser durch ihre meist etwas geringe Dicke nicht von denen der Darmepithelzellen. Sie waren wie diese nicht selten sehr regelmässig varikös und wurden gegen den Boden der Zelle hin etwas dünner. Hier verloren sie sich in einem Protoplasma von äusserst gleichmässigem kleinen Korn. Ein Zusammenlaufen in eine Stammfaser wurde aber nicht bemerkt.

Bei den Flimmerzellen von Wirbelthieren wollte es mir lange nicht glücken Andeutungen intracellulärer Fortsetzungen der Wimpern zu sehen. Ich habe fast alle bisher genannten Reagentien, nach Concentration und Einwirkungsdauer systematisch abgestuft, bei verschiedenen Temperaturen (15°, 30°, 45°) auf Stückchen frischer Mund- und Rachenschleimhaut des Frosches und der Luftröhrenschleimhaut des Kaninchens einwirken lassen. Das einzige Resultat, was sich mit genügender Sicherheit herausstellte, war, dass das Protoplasma im obern Theil der Zellen zunächst unter dem Deckel, bis in eine Tiefe von etwa 4—6 μ mehr homogen, ärmer an Vakuolen und Körnchen erscheint als der Rest. Endlich aber erhielt ich von einem 24 Stunden mit Drittelalkohol behandelten Stück Luftröhrenschleimhaut des Kaninchens mehrere Zellen, in welchen eine zarte parallele Längsstreifung im obern Drittel der Zellen unverkennbar war. Die seitlichen Abstände der äusserst zarten Streifen entsprachen genau denen der Wimpern und ihrer Fussstücke. Noch bessere Bilder gaben mir vor Kurzem Flimmerzellen aus einer Nasenschleimhaut des Frosches, die einen Tag lang in Müller'scher Flüssigkeit verweilt hatte. Eine solche Zelle ist in Fig. 20 abgebildet. Die feinen, schwach varikösen, fast genau parallel der Längsaxe der Zelle verlaufenden Fäserchen liessen sich von den Fussstücken der Cilien bis etwa 5 μ weit ins Protoplasma hinein verfolgen. Aber auch in diesem Präparat zeigte doch die Mehrzahl der Zellen keine Andeutungen faseriger Elemente im Innern.

Sehr viele Mühe habe ich mir, wie früher so neuerdings wieder gegeben, um bei ciliaten Infusorien Fortsetzungen der Wimpern im Körperplasma zu entdecken. Bei der ausserordentlich hohen Differenzirung, welche der Zellkörper bei vielen dieser

Thiere erreicht, schien gerade hier die Aussicht auf positive Ergebnisse günstig. Dennoch habe ich bisher nur in einem einzigen Falle Erfolg gehabt¹⁾. Er betrifft *Stylonychia mytilus*. Dies Thier trägt jederseits nahe dem Rande auf der Unterfläche des Leibes eine Reihe von ziemlich kräftigen, durch mässige Zwischenräume von einander getrennte Wimpern, deren Bewegungen zur Lokomotion des Thieres mithelfen und entschieden den Charakter willkürlicher Bewegungen tragen. Von jeder dieser Wimpern nun geht eine äusserst feine und blasse, sicher nicht über $0,2 \mu$ dicke, homogene, anscheinend weiche Faser aus, die ziemlich dicht unter dem Ektoplasma in senkrecht zum Seitenrand des Körpers, der Bauchfläche parallel gerichtetem Lauf der Mittellinie des Leibes zustrebt. Bis ganz dahin konnte ich sie nie verfolgen, aber immerhin in mehreren Fällen bis auf kaum mehr als 5μ Abstand davon. Die Fasern sind sehr schwer zu sehen. Die Stylonychien dürfen nur wenig Nahrungsballen enthalten (was sich durch mehrstündiges Aufbewahren in filtrirtem Wasser erreichen lässt), und werden zweckmässig mit dünner Osmiumsäure getödtet. Hierbei kommt es dann öfter vor, dass die Fasern durch Ausfliessen eines Theils der Körpermasse sehr schön blosgelegt werden. Sie erscheinen so zuweilen wie ein System zarter Saiten, die zwischen Randwimpern und Körpermitte parallel ausgespannt sind. Uebrigens sind sie äusserst vergänglich, auch unter den genannten Umständen meist nur während ganz kurzer Zeit, kaum wenige Minuten lang, gut sichtbar.

Ob diese Fasern den im Körper der Flimmerepithelzellen nachgewiesenen morphologisch entsprechen, erscheint übrigens zweifelhaft. Die Randwimpern von *Stylonychia* sind nicht einfache Cilien, sondern verklebte platte Bündel von feinsten Wimperfibrillen, wie sich durch Anwendung von Druck, auch von destillirtem Wasser zeigen lässt. Es geht nun nicht wie bei den Flimmerzellen zu jeder Wimperfibrille, sondern nur zu je einem Bündel

1) Die von Simroth bei *Stentor* beschriebenen, angeblich mit den Wimpern zusammenhängenden dicken Fasern gehören nicht hierher. Wie aus Text und Abbildungen hervorgeht, waren sie nichts anderes als Körpermuskelstreifen. Diese laufen zwar unter den Wimpern hin, hängen aber nicht nachweislich mit diesen zusammen. Der Versuch, aus ihren Contractionen das Wimperspiel zu erklären, kann keine ernstliche Kritik beanspruchen. Er fusst durchaus auf den willkürlichsten, unwahrscheinlichsten Voraussetzungen.

eine Faser. Ferner sind zwischen Wimpern und Fasern keine Fussstücke eingeschaltet. Auch ist die Verlaufsrichtung der Fasern in Bezug auf die Wimpern, wie aus der Beschreibung erhellt, eine durchaus andere.

In jedem Falle zeigen also die intracellularen faserigen Gebilde, die mit den Cilien zusammenhängen, in den verschiedenen von uns untersuchten Fällen mancherlei Abweichungen von einander. Zu den bereits besprochenen kommen nun noch einige andere Unterschiede, welche besonders wichtig sind, weil sie die Molekularstruktur und den chemischen Bau der Substanz der Fasern betreffen.

Zunächst Unterschiede in der Wirkung auf den polarisirten Lichtstrahl. Die Fadenapparate der Zellen von Darm-schleimhaut und Mundfühlern der Bivalven finde ich schon im frischen Zustande deutlich doppelbrechend und zwar verhalten sich die Fasern wie positiv einaxige Elemente, deren optische Axe mit ihrer Längsaxe zusammenfällt. Liegen die Zellen mit ihrer Längsaxe diagonal und der Ebene des Gesichtsfeldes parallel zwischen den gekreuzten Nikols, so erscheint der Fadenapparat in dem übrigens dunklen Zellkörper wie ein weisslicher Kegel, dessen Basis vorn an dem dunkeln, einfachbrechenden Deckel, dessen Spitze etwa an der Grenze des oberen und mittleren Drittels der Zelle liegt. Jedenfalls sind also die Fasern, nicht das Protoplasma, Sitz der Doppelbrechung.

Die Kraft der Doppelbrechung schien im günstigsten Falle (Darmepithel) kaum geringer als die gleich dicker Muskelfibrillen zu sein. In der Regel aber ist sie entschieden schwächer. In sehr vielen Fällen war es selbst unmöglich sichere Zeichen von Doppelbrechung zu erhalten. Schon bei den Eckzellen der Kiemen, die doch den Fadenapparat recht deutlich zeigen, blieben einige Zweifel bestehen. Bei den Seitenzellen der Kiemen, den Mantelzellen, ferner bei allen möglichen Arten von Flimmerzellen der Wirbelthiere waren alle Bemühungen umsonst.

Weitere Differenzen bestehen rücksichtlich des chemischen Verhaltens. Zwar scheint in allen Fällen eiweissartige Substanz den Hauptbestandtheil zu bilden. Aber in einem Falle (schleimreiche Cylinderzellen des Muscheldarms) sind die Fasern fast hornartig, in verdünnter Salz- und Essigsäure nur langsam veränderlich, selbst gegen verdünnte kaustische Alkalien ziemlich resistent,

in andern Fällen (Seitenzellen der Muschelkiemen, Flimmerzellen der Wirbelthiere) von einer Vergänglichkeit und Löslichkeit, welche der nackter Axencylinderfibrillen zum wenigsten gleichkommt. Auch gegen Farbstoffe verhalten sie sich sehr ungleich.

Physiologische Beziehungen der Wimperwurzeln zu den Cilien.

Dies Alles erschwert die Beantwortung der Frage nach der physiologischen Bedeutung des intracellularen Faserapparates. Denn indem einerseits die offenbare morphologische Uebereinstimmung dazu drängt, wesentlich gleiche Leistungen anzunehmen, scheinen andererseits die nachgewiesenen Unterschiede im mechanischen, optischen und chemischen Verhalten erhebliche Verschiedenheiten der physiologischen Funktion bedingen zu müssen.

Hier mag nun zunächst noch ausdrücklich betont werden, dass die intracellularen Fasern oder Wimperwurzeln, wie sie auch heissen mögen, unzweifelhaft Fortsetzungen der Cilien sind. Dies ist natürlich nicht so zu verstehen, dass sich jede Wimper, bezüglich ihr Fussstück, einfach in eine Wurzel verlängert. Vielmehr bestehen, wie gezeigt, zwischen beiden so scharfe Grenzen und so durchgreifende Unterschiede, dass vielmehr von Contiguität als von Continuität gesprochen werden muss. Auch die Farbenreactionen können hier noch angeführt werden. Bei durch Borsäure isolirten Zellen der Darmschleimhaut und der Kiemen von Anodonta wurden beispielsweise die intracellularen Fasern durch Eosin, auch durch Fuchsin stärker, durch Methylgrün schwächer gefärbt als die Fussstücke der Cilien, während Anilinblau, Indulin, Carmin und Pikrocarmin beide gleich stark tingirten. Noch grösser waren die Unterschiede in der Färbung der Fasern und der Cilien. Nur Eosin und Methylgrün färbten beide ziemlich gleich, ersteres stark, letzteres schwach, Anilinblau, dann Carmin und Pikrocarmin und Indulin, auch Fuchsin ertheilten den Fasern stärkere Färbung als den Wimpern. In jedem Falle aber ist soviel gewiss — ich verweise auf Fig. 12, 13, 15, 16, 17, 20, 21, 22, 23, ferner auf Nussbaum's Zeichnung — dass jede Wurzel sich direkt an ein Wimperfussstück ansetzt, nicht etwa zwischen je zwei Fussstücken endigt. Der Zusammenhang zwischen beiden ist in der Regel fester als einer blossen Aneinanderlagerung entspricht, löst

sich aber unter Einfluss macerirender Flüssigkeiten ziemlich leicht, wenschon nicht so leicht wie der zwischen Cilien und Fussstücken.

Dieser innige anatomische Zusammenhang beider nöthigt dazu, auch besonders innige physiologische Beziehungen vorauszusetzen, innigere jedenfalls als zwischen dem eigentlichen Zellprotoplasma und den Wimpern. Vielerlei solche Beziehungen sind denkbar. In der bisherigen Literatur hat gleichwohl nur eine einzige Berücksichtigung gefunden. Wiederholt wurde den Wurzeln Contractilität zugeschrieben und die Ansicht ausgesprochen, als ob sie durch ihre Contraktionen die Cilien in Bewegung setzten, welche dann nur passiv bewegte, elastische Gebilde sein würden. Diese Ansicht stützte sich wesentlich auf direkte Beobachtungen an lebenden Zellen. Obschon nun dieser Umstand, dem man jetzt noch die neue Thatsache des Vorkommens doppelbrechender Eigenschaften an den Fasern hinzufügen könnte, ihr eine gute Begründung zu liefern scheint, ist diese Ansicht doch nicht haltbar.

Die bestimmtesten, eingehendsten Angaben über selbständige Bewegungen der Wimperwurzeln, hat Alexander Stuart¹⁾ gemacht. Sie beziehen sich auf die Flimmerzellen des Cirrhenvelums sehr junger Larven von kleinen Eolidinen. Stuart äussert sich folgendermassen (p. 13): „Wenn man bei abgenommener Thätigkeit die einzelnen Zellen und namentlich die Kerne, aufmerksam betrachtet, so wird man bald gewahr, dass in den meisten der in Thätigkeit begriffenen Zellen die Kerne in unregelmässiger Weise in der Zelle hin- und hergeschoben werden, wobei sie nur kleine, das Viertel des Längsdiameters der Zelle nicht übersteigende Strecken durchlaufen. Diese Bewegungen sind nicht gleichmässig, vielmehr werden die Kerne wie auf elastischen Bändern nach oben gezogen, um, wenn der Zug nachlässt, ihren alten Platz wieder einzunehmen. — Die Bewegungen der Kerne stehen in enger Beziehung zu den Bewegungen der Flimmerhaare. Bei absoluter Ruhe dieser letzteren werden gewöhnlich auch keine Bewegungen der Kerne wahrgenommen; beim Eintritte in den Zustand der Thätigkeit treten in der Regel auch die Bewegungen der Kerne ein. Diese gegenseitige Abhängigkeit derselben tritt am klarsten hervor, wenn

1) Alexander Stuart, Ueber die Flimmerbewegung. Inaug.-Dissert. Dorpat 1867.

man Zellen beobachtet, welche aus dem Zustande der Ruhe eben in Thätigkeit übergangen. Dieser Uebergang ist niemals ein gleichzeitiger für sämtliche Zellen, daher sieht man auch die Bewegungen der Kerne in einer oder wenigen Zellen, während zur selben Zeit die Nachbarzellen noch in Ruhe verharren.“

Ich habe die von Stuart benutzten Objecte bisher leider nicht selbst untersuchen können. Sind die Erscheinungen in der That so, wie die Beschreibung sie darstellt, dann scheint oberflächlich betrachtet ein Zweifel an der Contractilität der Wimperwurzeln kaum erlaubt. Dennoch lässt sich eine andere Erklärung der beobachteten Thatsachen geben. Zunächst sind die Verschiebungen, um die es sich handelt, von sehr geringer Grösse gewesen. Die Zellen waren nach Stuart im Mittel nur 5μ lang und $3-4,5\mu$ breit, also sehr klein. Die Verschiebungen der Kerne betragen höchstens den vierten Theil des Längsdurchmessers der Zelle, also wohl in der Regel weniger als 1μ . So geringfügige Verschiebungen könnten nun sehr wohl passiv hervorgebracht werden durch den abwechselnden Druck und Zug, welchen die Wimpern bei ihren Bewegungen infolge des Widerstandes des Wassers auf die weiche, elastische, ihrerseits auf festem Substrat ruhende Leibmasse der Zellen anstüben müssen. Um so leichter werden solche Wirkungen zu Stande kommen können, wenn wie im vorliegenden Falle die Länge der Wimpern eine sehr grosse ist. Sie betrug nach Stuarts Messungen 14μ , also fast das Dreifache von der Länge der ganzen Zellen! Nun bemerkt zwar Stuart (S. 14): „Dass diese Bewegungen nicht auf Verschiebungen der Zellen selbst, verursacht durch den Zug der schwingenden Flimmerhaare, zurückzuführen seien, ist schon daraus ersichtlich, dass die Zellen fest zusammengekittet sind.“ Dieser Grund hält aber nicht Stich. Das Epithel der Eolidinenlarven wird ebensowenig wie anderes Flimmerepithel eine im gewöhnlichen Sinne feste, unbeweglich verkittete Zellmasse, sondern ein zwar innig zusammenhängendes, aber dabei doch sehr weiches, elastisches Zellenaggregat sein. Weil die Masse weich ist, wird jedes Wimperbüschel nur auf die beschränkte Stelle von der es entspringt in irgend erheblichem Maasse mechanisch formverändernd wirken können. Damit ist denn auch erklärt, dass man die Bewegungen unter Umständen in einer oder wenigen Zellen sieht, während zur selben Zeit die Nachbarzellen noch ruhen. Stuart bemerkt frei-

lich weiterhin, dass „Veränderungen der äusseren Begrenzungslinie nicht sichtbar werden.“ Diess braucht aber offenbar auch gar nicht der Fall zu sein, wenn alle oder auch nur die meisten Zellen zugleich in Thätigkeit sind. Die Begrenzungslinie wird dann nur ohne ihre Form zu ändern, sich als Ganzes in vertikaler Richtung hin und her bewegen, also den in der Tiefe gelegenen Kernen näher und ferner rücken, wobei die Täuschung, als ob die Kerne in entgegengesetzter Bewegung sich bewegten, die Begrenzungslinie aber stillstehe, nur allzu leicht eintreten muss.

Aus mechanischen Wirkungen der eben angegebenen Art erklären sich die von Nussbaum¹⁾ beschriebenen „Kontraktionen“ der Wimperzellen aus den Harnkanälchen von Plagiostomen. Hier liegen die Verhältnisse noch handgreiflicher. Die Zellen, auf die es ankommt, sitzen vereinzelt zwischen je drei bis vier niedrigen, nicht wimpernden Zellen. Sie sind klein (etwa 12 μ hoch), ihre Cilien ausserordentlich lang (40—43 μ). Was aber besonders wichtig ist, dass das Lumen der Harnkanälchen nicht so weit ist „dass die Cilien in gerader Verlängerung der Zellen Platz fänden, sie sind vielmehr nach einer Seite in Gestalt eines hakenförmig gekrümmten Fingers umgebogen.“ Beim Versuch sich aufzurichten müssen also die Cilien an die gegenüberliegende Wand des Kanälchens anstossen und demnach auf diese wie auf die Zellen von denen sie entspringen einen Druck ausüben, dessen vertikale Componente sehr beträchtlich sein wird. Die Zellen werden sich also etwas abplatten, und demnächst, beim Rückgang der Cilien in die Anfangsstellung, vermöge ihrer Elasticität sich wieder strecken müssen, gerade wie wenn sie selbständig contractil wären. — Ganz dieselbe Erscheinung beobachtet man unter analogen Bedingungen auch anderwärts, sehr vielfach z. B. bei encystirten noch wimpernden Infusorien, bei Vorticellinen, besonders solchen mit sehr langen adoralen Wimpern, wie Opercularia, wenn sie ihr Wirbelorgan eingezogen haben oder bei der Theilung neue Wirbelorgane bilden. Das die Cilien allseitig umhüllende Protoplasma wird dann durch die Bewegungen der Wimpern in mehr oder minder regelmässige hin und her gehende Bewegungen versetzt, die für selbständige Protoplasmacontraktionen imponiren können. In recht grossartigem Maassstabe kann man derartige Pseudocontraktionen

1) a. a. O. S. 390.

sogar beim gewöhnlichen Flimmerepithel der Rachenschleimhaut des Frosches beobachten, wenn diese mit einer zähen Schleimdecke überspannt ist. Man breitet die Membran¹⁾ passend in grösserer Ausdehnung über ein Glasplättchen aus und betrachtet sie bei genügender Vergrösserung von oben. Wenn nun die Zellen mit grosser Kraft von unten gegen die Schleimdecke schlagen ohne diese wesentlich verschieben zu können, so versetzen sie die Masse der Epitheliumzellen oft in auf- und ab- und hin- und herwogende Bewegungen, welche aufs Täuschendste den Eindruck selbstständiger Kontraktionen der protoplasmatischen Epithelmasse machen. Diese Pseudocontraktionen hören sofort auf, wenn man die Schleimdecke mit einer feinen Nadel oberhalb der beobachteten Stelle durchreißt, so dass sie stromabwärts wegtreiben kann.

Wenn so die positiven Angaben über angebliche Eigenbewegungen der Zellkörper auf einfache mechanische Wirkungen der Cilien zurückgeführt werden können, wird in negativer Beziehung der Umstand nicht zu unterschätzen sein, dass weitaus die meisten Arten von Flimmerzellen auch unter den denkbar günstigsten Bedingungen zuverlässig keine Spur von Bewegungen an oder in ihren Zellkörpern erkennen lassen. Da Flimmerbewegung fast täglich vielen Mikroskopikern unter die Augen kommt, müssten solche Bewegungen, wenn sie irgend eine allgemeinere Bedeutung haben sollten, häufiger gesehen sein. Aber so häufig des Flimmerphänomens in der Literatur erwähnt wird, ausser den beiden bereits angeführten findet sich kaum irgendwo noch eine bestätigende Beobachtung²⁾. Bei allen oben beschriebenen Arten von Flimmerzellen habe ich mir wiederholt die grösste Mühe gegeben, Bewegungen des Zellprotoplasmas, der Wimperwurzeln, der Wimperfussstücke, der Zellkerne oder sonst welcher inneren Zellbestandtheile zu entdecken oder künstlich, durch Induktionsschläge und Stromstösse, thermische und chemische Reize hervorzurufen, aber ausnahmslos mit negativem Erfolg. Eine ausführliche Be-

1) Kleine *Ranae temporariae* empfehlen sich wegen der grösseren Durchsichtigkeit der Rachenschleimhaut.

2) Die einzige welche ich in der mir zugänglichen Literatur noch auftreten konnte, rührt von Bonnet her (*morphol. Jahrbuch* III. S. 295. 1877). Sie betrifft die Eckzellen von *Mytilus*, ist nur ganz kurz und enthält nichts was die oben versuchte Erklärung auf sie anzuwenden abhalten könnte. Ich habe die Thatsache übrigens nicht bestätigen können.

richterstattung über diese Versuche, die leicht grossen Raum einnehmen könnte, wird mir darum wohl erlassen werden.

Soviel dürfen wir jedenfalls jetzt als unumstösslich sicher betrachten, dass Flimmerbewegung aller Art mit voller Energie statthaben kann, ohne dass das Protoplasma, bezüglich die intracellularen Fasern, aus denen die Cilien entspringen, auch nur die geringsten Spuren von Bewegungen zeigen. Schon aus diesem Grunde hätte man nie daran denken dürfen, die Wimperbewegung auf Contractionen im Zellinnern gelegener Theile zurückführen zu wollen. Ich verzichte deshalb auch darauf, noch andere Gründe gegen diesen Versuch ins Feld zu führen, Gründe die in genügender Zahl und Beweiskraft u. a. leicht aus der Form der Bewegungen selbst, der anatomischen Verbindung der Wimpern mit dem Zellkörperinhalt, herzuleiten wären. Letzteres sei auch mit Bezug auf die von Nussbaum gegebene Vorstellung gesagt, nach welcher die Wimperwurzeln oder Darmzellen (von Anodonta) aus je zwei seitlich aneinander gelagerten Fäden bestehen sollen: einem stark lichtbrechenden, nur elastisch wirkenden, und einem kontraktilen, schwach lichtbrechenden, anscheinend mit dem übrigen Zellprotoplasma der Substanz nach identischen. Ich vermag in keinem Falle, auch in Nussbaum's Zeichnung, eine Andeutung geschweige einen Beweis solcher Zusammensetzung der Wimperwurzeln aus zwei Fasern zu erkennen¹⁾. Die neuerdings von Simroth (a. a. O.) in ähnlichem Sinne angestellten Betrachtungen dürfen wir um so eher übergehen, als schon die anatomischen Angaben, auf welche sie sich stützen, entschieden unrichtig sind.

Welche Funktion haben denn nun aber die Wimperwurzeln, wenn sie nicht kontraktil sind? Hier kommt zunächst der Gedanke an nervöse Verrichtungen auf. Wie der Muskel vom Nerv, so empfängt die Wimper den Anstoss zur Bewegung vom Zellkörper auf dem sie wurzelt, und nichts liegt näher als die Vermuthung,

1) Mit Unrecht meint Nussbaum, dass seine Ergebnisse meine Vermuthung „vom Zustandekommen der Flimmerung an diesen Stellen durch eine Protoplasmaabewegung entlang der im Innern der Zelle befindlichen elastischen Fortsetzung der Cilien sehr wahrscheinlich“ machen. Ich habe nie eine solche Vermuthung ausgesprochen, im Gegentheil an dem von Nussbaum angeführten Orte (Jenaische Zeitschr. Bd. IV) mich entschieden gegen eine Contractilität des Zellenprotoplasma ausgesprochen (a. a. O. S. 457, 458 und besonders 470 flg.).

dass die Bahnen, auf welchen der Reiz sich zu den Cilien begiebt, die Wurzelfasern seien, denn diese sind die Theile des Zellkörpers, welche zunächst und am innigsten mit den Wimpern zusammenhängen.

Für einen der oben beschriebenen Fälle, der freilich morphologisch eigenthümlich ist, bei den Randwimpern von *Stylonychia mytilus*, scheint es mir in der That kaum möglich an andere als nervöse Funktionen zu denken. Wie bemerkt stehen diese Wimpern entschieden unter dem Einfluss des Willens; jede kann unabhängig von der andern bewegt werden, und dabei sind die Bewegungen innerhalb weiter Grenzen nach Umfang, Schnelligkeit und Frequenz abstufbar. Manche anatomische und physiologische Thatsachen sprechen dafür, dass die Körperregion, von welcher die willkürliche Anregung der Cilien ausgeht, in der mittleren Gegend der Bauchseite nahe der Oberfläche zu suchen sei. Gerade von dieser Gegend her kommen aber die zu den Randwimpern tretenden Fäserchen. Diese stimmen zudem, wie oben erwähnt, in ihren Eigenschaften, soweit das Mikroskop sie enthüllt, mit Nervenfibrillen höherer Thiere mehr als mit irgend welchen anderen bekannten faserigen Elementen überein. Contraktionen konnte ich nie an ihnen wahrnehmen. Für Verrichtungen irgend welcher anderer Art lässt sich nichts Haltbares anführen. Und so scheint mir auch der Umstand, dass man bisher bei Protozoen noch nirgends Spuren von Nervenfasern nachgewiesen hat, von wenig Gewicht, um so weniger als doch wenigstens andere Organe von unzweifelhaft nervöser Funktion im Protoplasma von Infusorien vorkommen: ich meine die uhrglasförmigen Organe mit Pigmentfleck, wie sie bei *Panophrys flava* z. B. gefunden werden, offenbare Zellenaugen. Und wer weiss ob genauere Nachforschung nicht bald weitere Differenzirungen nervöser Art im Protoplasma höherer Infusorien entdecken wird!

Es fragt sich aber, ob mit derselben Wahrscheinlichkeit auch für die intracellularen Fasern der Flimmerepithelzellen nervöse Funktionen angenommen werden dürfen. Freilich stimmen auch die Eigenschaften dieser Fasern, wie aus der früher gegebenen Beschreibung erhellt, in vielen Fällen mit denen von Nervenfibrillen anscheinend völlig überein. Dazu scheint der Nachweis eines einheitlichen Ursprungs der Wimperwurzeln aus einer in der Tiefe der Zelle entspringenden Stammfaser ein starkes Argument im selben

Sinne abzugeben, da er die einfache und ungesuchte Erklärung einer der wichtigsten Besonderheiten der Flimmerbewegung enthält, des Isochronismus nämlich der Bewegungen aller auf derselben Zelle wurzelnden Cilien.

Leider aber weichen nun die physikalischen und chemischen Eigenschaften der Wimperwurzeln in mehreren Fällen so weit von denen aller unzweifelhaften Nervenfibrillen ab, dass es unstatthaft scheint, an nervöse Funktionen zu denken. Axencylinder von dem starken Lichtbrechungsvermögen, der Steifigkeit, Schwerlöslichkeit wie sie die in Fig. 21, 22, 23 abgebildeten Wimperwurzeln kennzeichnen, sind unbekannt. Die Annahme, dass man es hier vielleicht mit rückgebildeten, nicht mehr funktionirenden Fasern zu thun hätte — wofür man u. a. die schleimige Beschaffenheit des Protoplasma, die eigenthümliche, ziemlich regellose Anordnung und geringe Zahl der Wimpern anführen könnte — diese Annahme hält nicht Stich. Denn einmal beobachtet man an diesen Cilien noch ganz lebhaft, regelmässige Bewegungen, und dann sind keine Fälle bekannt, in denen Axencylinder jene hornartige Beschaffenheit annehmen. Ebensowenig ist Doppelbrechung jemals bei Nervenfibrillen wahrgenommen. Ich habe ausdrücklich Nervenstämme der verschiedensten Dicke von Arthropoden (Insekten, Spinnen, Myriapoden), Muscheln (Anodonta), Würmern (Lumbricus) darauf hin geprüft, immer aber nur an den Hüllen, nie an dem nervösen Inhalt Spuren von Doppelbrechung gefunden. Am stärksten polarisirend wirken die Markscheiden der Wirbelthiernerven. Den Wimperwurzeln aber in jenen Fällen wo sie doppelbrechend sind Markscheiden zuzuschreiben, würde nicht einmal als blosser Ausflucht zulässig sein, schon darum nicht, weil Osmiumsäure und Goldchlorid die betreffenden Gebilde kaum mehr als gewöhnliches Protoplasma färben.

So wird man denn wiederum genöthigt, nach anderen Möglichkeiten zu suchen. Man könnte diese in bloss mechanischen Leistungen finden wollen: die Fasern könnten zur besseren Befestigung der Cilien im weichen Zellenleibe dienen. Aber man sieht sofort, dass auch diese Vorstellung nur in ganz vereinzelt Fällen, wie z. B. den in Fig. 21—23 abgebildeten, passen würde. In der grossen Mehrzahl sind, wie wir sehen, die Wimperwurzeln so äusserst weich und vergänglich, lösen sich auch so leicht von den Wimperfussstücken ab, dass ihnen ein irgend wesentlicher Nutzen

für die Befestigung der Wimpern unmöglich zugeschrieben werden kann.

Es bleibt nun, soviel ich sehe, nur noch eine Annahme, die denn auch gegenüber den bisher besprochenen den Vortheil hat, dass sie auf alle Fälle gleich gut anwendbar, allerdings aber vorläufig nur noch durch wenige positive Thatsachen gestützt ist. Ich meine die Annahme, dass die Wimperwurzeln für die Ernährung der Cilien, und speciell vielleicht für ihr Wachsthum, ihre Neubildung, von specifischer Bedeutung sind. Dass die Cilien von den Zellkörpern her ernährt werden, unterliegt keinem Zweifel. Da sie unaufhörlich Arbeit leisten, und in sehr erheblichem Maasse, müssen sie bequem und reichlich ernährt werden. Hat es nun viel Gewagtes, anzunehmen, dass sich in Verband mit diesem gesteigerten Bedürfnisse in manchen Fällen besondere Einrichtungen im Protoplasma differenzirt haben, welche die Befriedigung dieses Bedürfnisses erleichtern?

Wie alle organisirte Substanz, so wird sich auch die der Wimpern abnutzen. Dann und wann wird ein unbrauchbar gewordenes Theilchen abfallen. Indem sich dies öfter wiederholt, braucht darum die ganze Wimper noch nicht zu Grunde zu gehen, viel weniger die ganze Zelle. Das Abgefallene kann ersetzt, durch die organisirende Thätigkeit der Zelle wieder eingefügt werden. Wer bezweifelt, dass zwischen dem Zellkörper und seinen Theilen ein ähnliches Verhältniss besteht, wie zwischen dem Gesamtorganismus und seinen einzelnen Zellen? Die abgestossenen Hornschüppchen werden aus den weichen protoplasmatischen Lagen des Malpighischen Schleimnetzes wieder ersetzt. Der Ersatz, die Neubildung der Ciliensubstanz nun könnte von den Wimperwurzeln her besorgt werden. Diese würden an ihrem nach aussen gerichteten Ende neue Wimpersubstanz gleichsam absondern, ähnlich wie beispielsweise die Emailzellen die Schmelzfasern, oder die Innenglieder der Stäbchen und Zapfen die Aussenglieder produciren.

Von diesem Gesichtspunkt aus verdient es gewiss Beachtung, dass gerade in absondernden, epithelialen Zellen eine ähnliche Faserstructur des Protoplasma, wie wir sie in Flimmerzellen beobachten, weiter verbreitet vorkommt. Ich erinnere an die bekannten Befunde von Henle¹⁾ und Pflüger²⁾ in den Cylinderzellen

1) Lehrb. der system. Anatomie Bd. II. S. 53. 1862.

2) Centralbl. f. d. med. Wiss. 1866. Nr. 10.

der Speichelgänge, an die Pflüger's¹⁾ in den Zellen der feineren Gallengänge, die Heidenhain's²⁾ in den Zellen der Harnkanälchen. Das auffälligste Beispiel liefern wohl die Epithelzellen des Ausführungsgangs der Spinndrüsen von Raupen (*Bombyx mori* z. B.), deren Protoplasma, wie ich mit van Lidth de Jeude fand³⁾, der Hauptsache nach aus dicht gedrängten, in eine einfach brechende Substanz eingebetteten positiv doppelbrechenden Fibrillen eiweissartiger Natur bestehen. Die Aehnlichkeit wird hier noch grösser dadurch, dass die Oberfläche der Zellen von einer stark und einfachbrechenden Schicht bedeckt wird, welche sich leicht in der vom Deckel der Wimperzellen beschriebenen Weise senkrecht zerklüftet. Anstatt der Wimpern folgt dann nach aussen eine feste elastische und stark doppelbrechende Schicht, welche aus kreuzweis übereinander liegenden Lamellen horizontal verlaufender Fibrillen besteht. — Bei den Cylinderzellen des Wirbelthierdünndarms, welche morphologisch, namentlich durch den Bau ihres Stäbchensaums manche Aehnlichkeit mit den Flimmerzellen bieten, habe ich bisher vergeblich nach faserigen Elementen im Protoplasma gesucht. Bei einigen Zellen aus dem Duodenum eines Kaninchens, die durch sechszehnstündigen Aufenthalt in mit $\frac{1}{4}$ Aq. verdünnter Müller'scher Lösung isolirt worden waren, glaube ich schwache Andeutungen davon gesehen zu haben. Borsäure, Salicylsäure in verschiedenen Concentrationen, wie auch Drittelalkohol liessen gänzlich im Stiche. Bekanntlich will Friedreich⁴⁾ an den sehr ähnlich gebauten Zellen der Gallenblase schon vor langen Jahren glücklicher gewesen sein. Auch des von Max Schultze⁵⁾ im äussern Theil der Innenglieder der Zapfen und Stäbchen entdeckten Fadenapparates möge hier noch gedacht werden. Ich zweifle nicht, dass bei genauerem Nachforschen sich noch mehr Beispiele

1) Arch. f. mikr. Anat. V. S. 193. 1869.

2) Arch. f. mikr. Anat. X. S. 1. 1873.

3) Zur Anatomie und Physiologie der Spinndrüsen der Seidenraupe. Onderzoek. ged. in het physiol. laborat. der Utrecht. Hoogsch. Derde R. V. p. 115. 1878. S. a. Zoolog. Anzeiger. I. Nr. 5. 1878.

4) Friedreich, Einiges über die Struktur der Cylinder- und Flimmer-epithelien. Arch. für pathol. Anat. u. s. w. XV. p. 535. 1859.

5) Max Schultze in Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. S. 1003 flg. 1871.

werden finden lassen. Die angeführten genügen aber, wie ich hoffe, um das Vorurtheil zu beseitigen, als ob die bei Flimmerzellen vorkommenden Faserapparate spezifische Bildungen seien, welchen ein directer Antheil am mechanischen Akte der Wimperbewegung zuzuschreiben sei.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel V.

Alle Figuren, mit Ausnahme von 1a, sind bei genau tausendmaliger Vergrößerung (Zeiss Oelimmersion $\frac{1}{16}$ “, Ocular II, Tubuslänge 190 mm) gezeichnet.

Fig. 1. Hinterer Körperabschnitt eines in sehr dünner Osmiumsäure abgestorbenen, vom Stiel abgelösten *Carchesium polypinum*. Die linke Hälfte in perspektivischer Projektion, die rechte im optischen Längsschnitt. Erstere zeigt den schräggestreiften Ringwulst, auf welchem die Cilien des hinteren Wimperkranzes wurzeln, ausserdem die Längsmuskeln (Myophane); letztere den Zusammenhang der Wimpern mit dem von der Cuticula zurückgewichenen Ektoplasma.

1a. Stück des Ringwulstes bei 2000maliger Vergrößerung, welches die Zusammensetzung der schrägen Streifen oder Leisten aus Körnchen zeigt.

Fig. 2. Stück des Kiemenepithels von *Anodonta*. Nach einstündiger Behandlung mit Osmiumsäure von $\frac{1}{2}$ ‰. R Wimperzellen des Rückens der Kiemenleisten, N Nebenzellen, E Eckzellen, Z wimperfreie Zwischen- oder Schaltzellen, S I, II, III, IV Seitenzellen der vier Reihen mit der charakteristischen Schrägstreifung der Oberfläche. Die oberste Zelle jeder Reihe zeigt die Schrägstreifen aufgelöst in Reihen kleiner Kreise, die optischen Querschnitte der Wimperfüsstücke. Wimpern weggelassen.

Fig. 3. Die vier Reihen der Seitenzellen von *Ostrea*, von oben gesehen. Frisches Präparat. Im unteren Theil der Figur, wo die Wimpern überall weggelassen, sind die Zellgrenzen innerhalb der einzelnen Reihen nicht sichtbar. Dieser Zustand entspricht dem völlig normalen.

Fig. 4. Das Fig. 2 entsprechende Bild von *Cyclas cornea*. Osmiumpräparat. Bezeichnung dieselbe wie in Fig. 2.

Fig. 5. Eckzelle der Kiemen von *Cyclas cornea*, mit concentrirter Borsäure isolirt. Von der breiten Seitenfläche gesehen.

Fig. 6. Gruppe von 5 Eckzellen ebendaher. Von der schmalen Seite der Zellen gesehen.

Fig. 7. Eckzelle von *Cyclas*, von oben gesehen. Wimpern abgefallen.

- Fig. 8. Optischer Querschnitt durch eine Reihe von Eckzellen von *Cyclas* in der Höhe der Zellkerne, parallel zur äusseren Oberfläche der Zellen, um die eigenthümliche, alternirende Stellung der unteren Zellhälften zu zeigen. Vgl. damit Fig. 6 u. 4. Osmiumpräparat.
- Fig. 9. Seitenzellen von *Anodonta*, von der breiten Fläche gesehen. Isolirt durch starke Borsäure. (5 Theile kalt gesättigter wässriger Lösung + 1 Theil Aq.)
- Fig. 10. Gruppe von 4 Seitenzellen von *Cyclas cornea*, von der schmalen Seite her betrachtet. Ebenso isolirt.
- Fig. 11. Flimmerzelle aus dem Darm von *Anodonta*, a von der breiten, b dieselbe von der schmalen Seite her gesehen. Durch concentrirte Salicylsäure isolirt.
- Fig. 12. Faserapparat einer eben solchen Zelle, in Kalibichromat von 4 % ziemlich vollständig isolirt. Der haften gebliebene Kern zeigt den Kerninhalt von der Kernmembran durch einen hellen Zwischenraum getrennt, was nach Behandlung mit chromsauren Salzen sehr häufig bei Zellkernen der Fall (s. a. Fig. 20.)
- Fig. 13. Zelle aus dem Darmkanal von *Cyclas cornea*. 1 Tag in Osmiumsäure von 0,5 %, danach 24 h in Osmiumsäure von 0,2 % macerirt.
- Fig. 14. Faserapparat einer Darmzelle von *Anodonta*, durch Zerzupfen des frischen Objectes in Kalibichromat von 4 % isolirt. Wimpern abgefallen.
- Fig. 15. Ebensolcher mit Wimpern, ebendaher, durch Zerzupfen des frischen Objectes in 10 % Kochsalzlösung dargestellt.
- Fig. 16. Vorderster Abschnitt einer gleichen Zelle, nach eintägiger Maceration in Drittelalkohol. Rechts hat sich eine Wurzelfaser mit zugehörigem Fuss- und Schaltstück abgespalten.
- Fig. 17 u. 18. Breitere Flimmerzellen aus dem Darm von *Cyclas*. Isolirt durch concentrirte Borsäure.
- Fig. 19. Zelle von der Spitze eines Mundfühlers von *Anodonta*. Starke Salicylsäure.
- Fig. 20. Flimmerzelle aus der Nasenhöhle von *Rana temporaria*. 24 h in Müller'scher Flüssigkeit.
- Fig. 21 u. 22. Schleimhaltige Flimmerzellen aus dem Darm von *Cyclas cornea*, durch vierstündige Einwirkung concentrirter Borsäure isolirt.
- Fig. 23. Ebensolche Zelle. Osmiumpräparat.